

Dinâmica de foliação e perfilhamento de duas gramíneas C4 e uma C3 nativas do Cerrado

DULCE ALVES DA SILVA¹ e CARLOS AUGUSTO KLINK^{1,2}

(recebido: 12 de abril de 2000; aceito: 15 de agosto de 2001)

ABSTRACT - (Leaf and tiller dynamics of two C4 and one C3 native grass species of the Brazilian Cerrado vegetation). We compared the phenology of three native Cerrado grasses at two levels of plant organization: number of leaves per tiller and number of tillers per plant. The C4 *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase and *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze and the C3 *Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase were studied in the IBGE Ecological Reserve in Brasília, Distrito Federal, between November 1996 and June 1998. Tiller phenology was compared in three plant communities: "Cerrado denso" protected from fire for 26 years, "campo sujo" protected for 22 years and "campo sujo" burned every other year. Leaf phenology was studied in the protected "cerrado denso" only. The number of leaves of the C3 species was always greater than the C4 species. Leaf area was constant through time in the C3 species but decreased in the C4 species during the dry season. For *A. marginatus* and *E. inflexa* the number of tillers per plant was greater in the protected "campo sujo", followed by the "cerrado denso" and the burned "campo sujo". The number of tillers of *T. spicatus* in the protected "campo sujo" was twice the number of tillers in the burned "campo sujo"; burned "campo sujo" did not differ from the "cerrado denso". The phenological differences between species were most evident at the leaf level. Fire caused the simplification of plant architecture (number of tillers) in all species.

RESUMO - (Dinâmica de foliação e perfilhamento de duas gramíneas C4 e uma C3 nativas do Cerrado). Este estudo comparou a fenologia de três gramíneas nativas do Cerrado em dois níveis estruturais: variação do número de folhas por perfilho (colmo) e do número de perfilhos por planta. As espécies C4 *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase e *Trachypogon marginatus* (L.f.) Kuntze e a C3 *Echinolaena inflexa* (Poir.) Chase foram estudadas na Reserva Ecológica do IBGE em Brasília, Distrito Federal, entre novembro de 1996 e junho de 1998. A fenologia de perfilhos foi comparada em três comunidades vegetais: cerrado denso protegido de fogo por 26 anos, campo sujo protegido de fogo por 22 anos e campo sujo queimado bienalmente. A fenologia de folhas foi estudada apenas no cerrado denso. O número de folhas da espécie C3 foi sempre maior que das C4. A área foliar foi constante durante todo o período na espécie C3, mas decresceu nas espécies C4 durante a estação seca. Para as espécies *A. marginatus* e *E. inflexa*, o número de perfilhos foi maior no campo sujo protegido, seguido de cerrado denso protegido e do campo sujo queimado. O número de perfilhos de *T. spicatus* no campo sujo protegido foi o dobro do encontrado no campo sujo queimado; o campo sujo queimado, não diferiu do cerrado denso. As diferenças fenológicas foram mais claras no nível foliar que no de perfilhos. O fogo promoveu a simplificação da arquitetura da planta nas três espécies.

Key words - leaf phenology, tiller phenology, savanna, Cerrado, grasses

Introdução

Os distúrbios naturais ou antrópicos condicionam a composição e a produtividade do Cerrado (Klink *et al.* 1993, 1995). A estacionalidade pluviométrica condiciona diversos processos ecológicos no Cerrado (Assad 1994) e o fogo é um fator antigo e comum na região (Coutinho 1981). O regime de queima influencia a dinâmica populacional das plantas (Hoffmann 1999) e a estrutura da comunidade no Cerrado (Moreira 2000) e, no longo prazo, parece ser uma força evolutiva de modelação das formas de crescimento em savanas tropicais (Silva

1996). O estudo fenológico destas formas de crescimento permite compreender suas respostas funcionais às variações ambientais, especialmente à sazonalidade hídrica e ao fogo.

As gramíneas das savanas tropicais possuem diferentes estratégias de aquisição e conservação de água (Amundson *et al.* 1995, Gaff 1986, Hesla *et al.* 1985), mas em geral são intolerantes à seca estacional e evitam o estresse hídrico reduzindo a área foliar e, conseqüentemente, a transpiração. A ocorrência de queimadas pode ampliar o efeito da seca, pois a remoção da biomassa aérea pelo fogo permite uma maior incidência da radiação solar, diminuindo a disponibilidade de água nas camadas superficiais do solo (Medina & Silva 1991). Esta alteração permite que as espécies C4 mantenham suas folhagens por mais tempo que as C3, já que são mais eficientes no uso da água.

1. Universidade de Brasília, Departamento de Ecologia, Caixa Postal 04631, 70919-970 Brasília, DF, Brasil.

2. Autor para correspondência: klink@unb.br

Existe uma estreita relação entre a fenologia reprodutiva das gramíneas das savanas tropicais e a estacionalidade pluviométrica. As gramíneas perenes reproduzem-se durante o período chuvoso, mas a época exata de reprodução varia entre as espécies (Almeida 1995, Sarmiento & Monasterio 1983, Sarmiento 1984, 1992). As gramíneas do Cerrado foram classificadas em três grupos fenológicos: espécies precoces de ciclo curto, que florescem, frutificam e liberam os propágulos até dois meses após o início das chuvas; precoces de ciclo longo, cujo ciclo reprodutivo estende-se por todo o período chuvoso; tardias, que florescem na segunda metade do período chuvoso e liberam propágulos no início da seca (Almeida 1995). Em muitos casos há uma relação estreita entre a forma de vida, particularmente a arquitetura da planta e o comportamento reprodutivo dessas espécies (Almeida 1995, Sarmiento 1992). No entanto, o conhecimento de sua fenologia restringe-se a aspectos reprodutivos. Neste artigo objetivou-se estudar as diferenças fenológicas no padrão de foliação entre gramíneas C3 e C4 e investigar se há diferença no padrão de perfilhamento das mesmas em áreas queimada e protegida no Cerrado.

Material e métodos

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do IBGE, do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (RECOR/IBGE), localizada a 16 km ao sul de Brasília (15°56'41" e 47°53'07" W Gr). Esta Reserva possui 1350 ha, os solos são ácidos, constituídos principalmente de latossolos com mais de 70% de argila. A precipitação média anual é de 1550 mm, com uma estação seca de maio a setembro. A RECOR contém as principais fisionomias do Cerrado, e é sede de um experimento de longo prazo sobre os efeitos do fogo no bioma Cerrado (RECOR/IBGE, PELD/CNPq: www.recor.org.br). Utilizaram-se três parcelas de dois tipos fisionômicos: cerrado denso protegido do fogo por 26 anos, campo sujo protegido por 22 anos e campo sujo submetido a queimadas bienais desde 1994.

A fenologia foi acompanhada em três espécies dominantes de gramíneas tanto do campo sujo como do cerrado denso da RECOR: *Echinoalaena inflexa* (Poir.) Chase é uma espécie C3, rizomatosa, perene, e pode atingir de 20 a 50 cm de altura; *Axonopus marginatus* (Trin.) Chase é uma espécie C4, cespitosa perene que às vezes se reproduz por estolões e pode atingir de 20 a 80 cm de altura; *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze é uma espécie C4, perene que pode apresentar pequenos rizomas e atingir de 60 a 200 cm de altura (Clayton & Renvoize 1986; Renvoize 1984).

O acompanhamento fenológico abrangeu dois níveis de organização estrutural das plantas: quantificação do número de folhas por perfilho (foliação), e quantificação do número de perfilhos por planta, ou seja, do número de colmos (Chase

& Sendulsky 1991) por planta. A foliação foi acompanhada quinzenalmente, no cerrado denso, em 80 perfilhos marcados para cada espécie, entre novembro de 1996 e junho de 1998. A foliação foi acompanhada de um estudo da variação de área foliar. Dezoito folhas totalmente expandidas de cada espécie foram destacadas de plantas escolhidas aleatoriamente em sete datas entre novembro de 1996 e junho de 1998, abrangendo períodos de chuvas e seca. As folhas de *E. inflexa* foram desenhadas em papel milimetrado para determinação de área foliar. Para as folhas de *T. spicatus* e *A. marginatus* foram anotados o comprimento e a largura e calculada a área foliar utilizando a fórmula da área de um triângulo ($\text{base} \times \text{altura} / 2$).

Para analisar se havia diferença no padrão de perfilhamento (de gramíneas C3 e C4) em área queimada e protegida, o número de perfilhos por planta foi quantificado nas três espécies a cada 45 dias, entre dezembro de 1997 e julho de 1998. Sessenta plantas de cada espécie foram marcadas no cerrado denso protegido, no campo sujo protegido e no campo sujo submetido à queimadas (20 plantas em cada área).

Os valores de área foliar sofreram transformação logarítmica antes das análises estatísticas. Diferenças entre medidas de área foliar foram testadas pela análise de variância com dois fatores (espécie x data). As diferenças entre médias do número de perfilhos por planta para uma mesma data foram testadas pelo teste de Tukey (Zar 1999).

Resultados

O número de folhas por perfilho de *Echinoalaena inflexa* acompanhou a variação da pluviosidade, entre novembro de 1996 e dezembro de 1997: houve uma tendência de aumento do número médio de folhas durante o período chuvoso e de decréscimo durante o período seco (figura 1). Verificou-se uma queda do número médio de folhas a partir do final de dezembro de 1997, possivelmente relacionada com a menor precipitação ocorrida no período chuvoso 1997/1998 (1116 mm entre novembro de 1997 e maio de 1998), em comparação com o período chuvoso 1996/1997 (1584 mm entre novembro de 1996 e maio de 1997). *Axonopus marginatus* e *Trachypogon spicatus* não apresentaram grandes variações no número médio de folhas durante as épocas de seca e chuva (figura 1).

Não houve variações consideráveis da área foliar de *E. inflexa* com relação à estacionalidade pluviométrica. Por outro lado, *A. marginatus* e *T. spicatus* apresentaram decréscimo da área foliar com a diminuição da pluviosidade, durante os períodos de seca (figura 2). Houve diferença significativa entre as espécies nos períodos de chuva e seca ($P < 0,01$).

De modo geral, o número médio de perfilhos por planta foi maior em as ambas espécies C4 no campo sujo protegido; não houve diferença significativa no

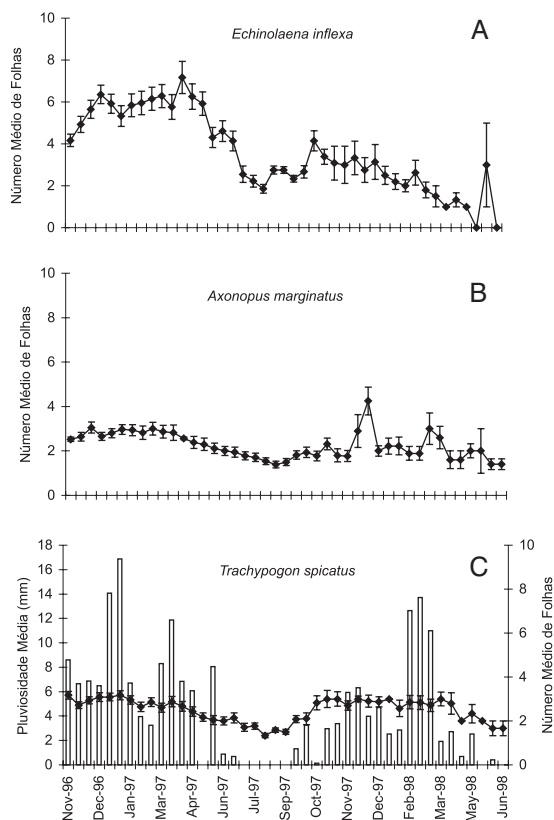


Figura 1. Número médio de folhas por perfilhos de (A) *Echinolaena inflexa*, (B) *Axonopus marginatus* e (C) *Trachypogon spicatus* na fitofisionomia cerrado denso. As barras verticais representam o erro padrão. O histograma apresentado no gráfico inferior representa a pluviosidade média da quinzena anterior às coletas dos dados fenológicos.

número de perfilhos entre campo sujo queimado e cerrado denso protegido (figura 3). Na espécie C3, não houve diferença significativa entre as áreas para qualquer época. A variação do número de perfilhos foi menos sensível à estacionalidade hídrica que a foliação tanto na espécie C3 quanto nas C4 (figura 3). A pequena variação do erro padrão do número médio de perfilhos por planta das três espécies na fisionomia campo sujo queimado deve-se provavelmente ao fato de as plantas terem sofrido a eliminação da sua parte aérea pela ação do fogo, e todos os indivíduos de suas populações terem iniciado o crescimento a partir da base da planta. Apenas os perfilhos de *E. inflexa* produziram inflorescência e infrutescência na área de cerrado denso, de dezembro de 1996 a outubro de 1997 e de fevereiro de 1998 a abril de 1998.

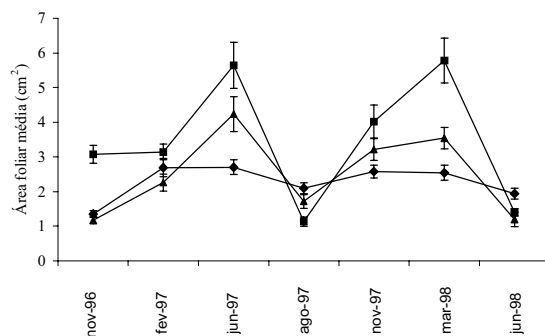


Figura 2. Área foliar média de *Echinolaena inflexa* (◆), *Axonopus marginatus* (■) e *Trachypogon spicatus* (▲) na fitofisionomia cerrado denso. As barras verticais representam o erro padrão.

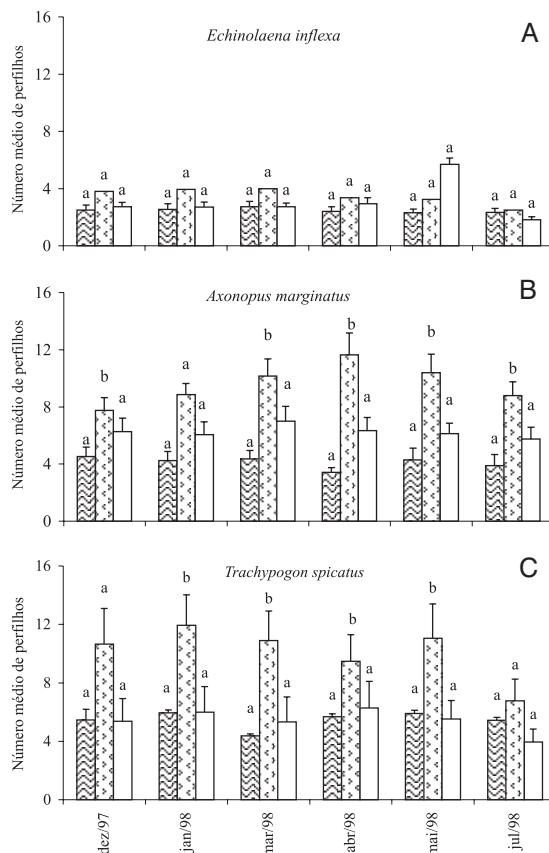


Figura 3. Número médio de perfilhos por planta de (A) *Echinolaena inflexa*, (B) *Axonopus marginatus* e (C) *Trachypogon spicatus* em campo sujo com queima biennial (▨), campo sujo protegido (▩), cerrado denso (□). As barras verticais representam o erro padrão; para uma mesma data, médias acompanhadas de mesma letra não diferem significativamente segundo o teste de Tukey ($P < 0,05$).

As três espécies apresentaram compensação relacionando área foliar, o número de folhas por perfilho e o número de perfilhos por planta. *T. spicatus* apresentou um número maior de perfilhos, entretanto sua área foliar média foi menor que a de *A. marginatus*. *E. inflexa* aparentemente compensou o menor número de perfilhos em relação às outras duas espécies com maior número médio de folhas.

Discussão

A redução do número de folhas de *E. inflexa* (C3) correspondeu ao período seco de 1997. Nesta estação, a transpiração de *E. inflexa* é ligeiramente maior (Aduan 1998), justamente na época em que o controle estomático seria mais necessário para a manutenção do órgão responsável pela fotossíntese sem perda excessiva de água. Na época seca, as condições ambientais para esta espécie podem ultrapassar um limite além do qual o benefício do controle estomático teria um custo mais elevado para a planta (Aduan 1998). A diminuição do número de folhas de *E. inflexa* durante a estação seca pode estar relacionada com esta desvantagem em manter folhas quando a transpiração é maior. Esta espécie perde folhas com a diminuição da pluviosidade, mas não sofre redução da área foliar média.

Em *A. marginatus* e *T. spicatus* o número de folhas por perfilho não sofreu grandes variações com a diminuição da pluviosidade, mas a área foliar média se reduziu. *A. marginatus* apresenta valores de transpiração mais elevada durante a estação chuvosa, indicando controle estomático durante a estação seca (Aduan 1998). Este controle estomático possibilitaria a manutenção das folhas durante o início da estação seca, mesmo não sendo suficiente para garantir a permanência de toda a lâmina foliar hidratada. A diminuição da área foliar de *A. marginatus*, como de *T. spicatus* constatada na estação seca, pode tanto estar relacionada à desidratação de parte da lâmina foliar, como da produção de lâminas foliares menores nos perfilhos basais. Para esclarecer qual a estratégia adotada por estas duas espécies, faz-se necessário um acompanhamento de longevidade e dessecação de folhas.

Aparentemente, o regime de queima altera o número de perfilhos nas três espécies. Miranda (1997) observou em *E. inflexa* um número de ramificações aéreas por planta maior em área de campo sujo protegido que em área de campo sujo que sofre

queima a cada quatro anos. No campo sujo o fogo elimina a parte aérea das plantas reduzindo o número de perfilhos. No cerrado denso protegido existe maior cobertura do dossel da vegetação arbórea que diminui a quantidade de luz que chega até o estrato herbáceo, limitando o desenvolvimento das gramíneas. A produção de perfilhos em gramíneas é estimulada pelo enriquecimento de luz vermelha na base da planta (Deregibus *et al.* 1985). As plantas são capazes de detectar as mudanças do quociente “vermelho/vermelho-extremo” e podem ajustar sua arquitetura, produzindo um número menor de colmos (Ballaré *et al.* 1988). Belsky (1986) verificou que o sombreamento pode causar a senescência de folhas e morte de perfilhos e impedir o desenvolvimento de perfilhos novos em *Andropogon greenwayi* Napper nas savanas do Parque Nacional do Serengeti na África.

No estudo aqui apresentado as diferenças fenológicas foram mais evidentes no nível de foliação que de perfilhamento. As duas espécies de metabolismo C4 mantiveram suas folhas por um período de tempo maior que a espécie C3 no início da estação seca, mas a área foliar foi mais constante na espécie C3. O perfilhamento aparentemente esteve mais relacionado à proteção contra o fogo que às diferenças fenológicas entre espécies. A ocorrência de fogo aumenta a mortalidade de perfilhos, simplificando a arquitetura das plantas (Canales & Silva 1987). A arquitetura das gramíneas é representada por um padrão de crescimento clonal de iteração de unidades idênticas (perfilhos e folhas) (Briske 1986). Diferenças no número, disposição e ramificação destas unidades dão os aspectos cespitoso, estolonífero ou rizomatoso destas espécies (Briske 1986, Descoings 1975, Harper 1985). Fatores ambientais, como herbivoria, sombreamento e queimadas, podem alterar a estrutura das plantas, densidade de perfilhos e número de folhas (Coughenour 1985, Klink 1994, Milchunas *et al.* 1988).

A fenologia do estrato graminoso das savanas tropicais é, usualmente, interpretado como uma adaptação às condições estacionais destes ecossistemas, especialmente no que diz respeito à resposta das gramíneas à seca sazonal (Sarmiento 1984). Durante os meses favoráveis do ano (época chuvosa) elas maximizam a assimilação fotossintética e concluem todo o seu ciclo reprodutivo (Almeida 1995, Klink 1993, Raventos & Silva 1988, Sarmiento 1984, Silva & Ataroff 1985). No entanto, a redução da disponibilidade hídrica na camada superficial do solo

durante a estação seca (Oliveira 1999) influenciou fortemente a fenologia foliar apenas da espécie C3 e não houve grande modificação no padrão da fenologia foliar das espécies C4 quando se compara a estação seca com a chuvosa.

Independentemente da via fotossintética, não houve diferenciação fenológica no nível de perfilhamento nas três espécies. A arquitetura das gramíneas é a característica mais importante na determinação da resposta de foliação e perfilhamento como reportado para três gramíneas nos llanos venezuelanos (Raventos & Silva 1988). Portanto, mesmo quando as espécies apresentam fenologia reprodutiva similar (precoces ou tardias), sua fenologia vegetativa pode diferir, indicando que além das similaridades metabólicas e reprodutivas, a arquitetura pode desempenhar papel importante na resposta das espécies às condições ambientais ou ocorrência de distúrbios.

Agradecimentos - Ao CNPq pela concessão de bolsa de Iniciação Científica ao primeiro autor, ao Instituto de Pesquisa Ambiental da Amazônia em Brasília (IPAM-DF) e à Fundação de Apoio à Pesquisa do Distrito Federal (FAP-DF) pelo financiamento do estudo e à RECOR/IBGE pela permissão concedida para a utilização da área.

Referências bibliográficas

- ADUAN, R.E. 1998. Relações hídricas de duas gramíneas nativas e uma introduzida no Cerrado e sua conexão com as conseqüências da substituição do estrato herbáceo. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- ALMEIDA, S.P. 1995. Grupos fenológicos da comunidade de gramíneas perenes de um campo cerrado no Distrito Federal, Brasil. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 30:1067-1073.
- AMUNDSON, R.G., AL, A.R. & BELSKY, A.J. 1995. Stomatal responsiveness to changing light intensity increases rain-use efficiency of below-crown vegetation in tropical savannas. *Journal of Arid Environments* 29:139-153.
- ASSAD, E.D. 1994. Chuva nos Cerrados. Análises e espacialização. Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária, Centro de Pesquisa Agropecuária dos Cerrados, Brasília.
- BALLARÉ, C.L., SANCHEZ, R.A., SOCOPLE, A.L. & CHERSA, C.M. 1988. Morphological responses of *Datura ferox* L. seedlings to the presence of neighbours. Their relationship with canopy microclimate. *Oecologia* 76:288-293.
- BELSKY, A.J. 1986. Revegetation of artificial disturbance in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania. II. Five years of successional change. *Journal of Ecology* 74:937-951.
- BRISKE, D.D. 1986. Plant response to defoliation: morphological consideration and allocation priorities. In *Rangelands: a resource under siege* (P.J. Joss, P.W. Lynch & O.B. Williams, eds.). Cambridge University Press, Cambridge, p.425-427.
- CANALES, M.J. & SILVA, J.F. 1987. Efecto de una quema sobre el crecimiento y demografia de vastagos en *Sporobolus cubensis*. *Acta Oecologia* 8:391-401.
- CHASE, A. & SENDULSKY, T. 1991. Primeiro livro de gramíneas: noções sobre a estrutura com exemplos da flora brasileira. Instituto de Botânica, São Paulo.
- CLAYTON, W.D. & RENVOIZE, S.A. 1986. *Genera Graminum*. Her Majesty's Stationery Office, London.
- COUGHENOUR, M.B. 1985. Graminoid responses to grazing by large herbivores: adaptation, exaptations, and interaction processes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72:852-863.
- COUTINHO, L.M. 1981. Aspectos ecológicos do fogo no Cerrado. Nota sobre a ocorrência e datação de carvões encontrados no interior de solo sob Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica* 4:115-118.
- DEREGIBUS, V.A., SANCHEZ, R.A., CASAL, J.J. & TRILICA, M.J. 1985. Tillering responses to enrichment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology* 22:199-206.
- DESCOINGS, B. 1975. Les types morphologiques et biomorphologiques des espèces graminoides dans les formations herbaues tropicales. *Naturalia Monspelienis, Série Botanique* 25:23-35.
- GAFF, D.F. 1986. Desiccation tolerant 'resurrection' grasses from Kenya and West Africa. *Oecologia* 70:118-120.
- HARPER, J.L. 1985. Modules, branches, and the capture of resources. In *Population biology and evolution of global organisms* (J. Jackson, L. Buss & R. Cook, eds.). Yale University Press, New Haven, p.1-33.
- HESLA, B.I., TIESZEN, H.L. & BOUTON, T.W. 1985. Seasonal water relation of savannas shrubs and grasses in Kenya, East Africa. *Journal of Arid Environment* 8:15-31.
- HOFFMANN, W.A. 1999. Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology* 80:1354-1369.
- KLINK, C.A. 1993. Aspectos ecofisiológicos e demográficos das gramíneas das savanas neotropicais. In *Respuestas ecofisiológicas de plantas de ecosistemas tropicales* (A. Azocar, ed.) Centro Investigaciones Ecológicas de los Andes Tropicales, Universidade de Los Andes, Mérida, p.25-50.
- KLINK, C.A. 1994. Effects of clipping of size and tillering of native and African grasses of the Brazilian savannas (the Cerrado). *Oikos* 70:365-376.
- KLINK, C.A., MACEDO, R. & MUELLER, C.C. 1995. De grão em grão, o Cerrado perde espaço. WWF e PRO-CER, Brasília.
- KLINK, C.A., MOREIRA, A.G. & SOLBRIG, O.T. 1993. Ecological impact of agricultural development in the Brazilian Cerrados. In *The world's savannas. Economic driving forces ecological constraints and policy options for sustainable land use* (M.D. Young & O.T. Solbrig, eds.). MAB Series Parthenon Publishing, London, v.12, p.259-283.

- MEDINA, E. & SILVA, J.F. 1991. Savannas of Northern South America: A steady state regulated by water-fire interactions on a background of low nutrient availability. *In* Savanna Ecology Management (P.A. Werner, ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, p.59-69.
- MILCHUNAS, D.G., SALA, O.E. & LAUENROTH, W.R. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132:87-106.
- MIRANDA, M.I. 1997. Colonização de campo sujo de cerrado com diferentes regimes de queima na gramínea *Echinolaena inflexa* (Poaceae). *In* Impacto de queimadas em áreas de cerrado e restinga (H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F.S. Dias, eds.). Universidade de Brasília, Brasília, p.46-52.
- MOREIRA, A.G. 2000. Effects of fire protection on savanna structure in central Brazil. *Journal of Biogeography* 27:1021-1029.
- OLIVEIRA, R.S. 1999. Padrões sazonais de disponibilidade de água nos solos de um cerrado denso e um campo sujo e evapotranspiração. Dissertação de mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- RAVENTOS, J. & SILVA, J.F. 1988. Architecture, seasonal growth and interference in three grass species with different flowering phenologies in a tropical savanna. *Vegetation* 75:115-123.
- RENVOIZE, S.A. 1984. The grasses of Bahia. Royal Botanical Gardens, Kew.
- SARMIENTO, G. 1984. The ecology of neotropical savannas. Harvard University Press, Cambridge.
- SARMIENTO, G. 1992. Adaptive strategies of perennial grasses in South American savannas. *Journal of Vegetation Science* 3:325-336.
- SARMIENTO, G. & MONASTERIO, M. 1983. Life forms and phenology. *In* Tropical savannas (F. Bourlière, ed.). Elsevier, Amsterdam, p.79-108.
- SILVA, J.F. 1996. Fire as a factor influencing the diversity of life forms in neotropical savannas. *In* VIII Simpósio sobre o Cerrado (R.C. Pereira & L.C.B. Nasser, eds.). EMBRAPA - CERRADOS, Brasília, p.6-9.
- SILVA, J.F. & ATAROFF, M. 1985. Phenology, seed crop and germination of coexisting grass species from a tropical savanna in western Venezuela. *Acta Oecologia* 6:41-51.
- ZAR, J.H. 1999. Bioestatistical analysis. Prentice-Hall, New Jersey.